Ergebnisse der neuesten Untersuchungen über die Formelemente der Pflanzen.[1])

Von

Franz Krašan.

Diese Untersuchungen bezwecken einen Beitrag zur Phylogenie, d. i. zur Geschichte der Formentwickelung der Pflanzen, und stützen sich einerseits auf die systematische Bearbeitung einer großen Menge von Pflanzenfossilien der Tertiärperiode, namentlich der Gattungen *Quercus* und *Fagus*, andererseits auf eine eingehende Beobachtung und Analyse der lebenden Individuen dieser Gattungen, deren einzelne Blattformen in eine genetische Verbindung mit den fossilen gebracht wurden.

Die wichtigsten Resultate fasse ich der Übersichtlichkeit wegen in folgende Sätze zusammen:

1. Die Arten *Quercus sessiliflora* Sm., *Q. pedunculata* Ehrh., *Fagus silvatica* L., sowie auch andere gegenwärtig als Arten unterschiedene Cupuliferen Europas können phylogenetisch nur als eine Vereinigung mehrerer Formelemente betrachtet werden.

2. Ein Formelement nennen wir im Allgemeinen eine jede selbständig und typisch ausgebildete Form eines Organes oder Gliedes des Pflanzenkörpers: des Stammes, des Blattes, der Blüte, der Frucht u. s. f., bei letzterer auch nur eines Teiles, z. B. der Cupula.

1) Ich versuche hier einen Überblick der Resultate von Untersuchungen zu geben, welche in drei verschiedenen Jahresschriften niedergelegt sind, und die ich teils allein, teils in Gemeinschaft mit Herrn Prof. Dr. Const. Freih. v. Ettingshausen ausgeführt habe. Es sind folgende: Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der mitteleuropäischen Eichenformen. In diesen Jahrbüchern, Bd. VII, 1885. — Zur Geschichte der Formentwicklung der roburoiden Eichen. Ebenda Bd. VIII. 1887. — Über continuierliche und sprungweise Variation. Ebenda. Bd. IX. 1888. — Über regressive Formerscheinungen bei *Quercus sessiliflora* Sm. Sitzber. der kais. Akad. der Wissensch. in Wien. Bd. XCV. 1887. — Beiträge zur Erforschung der atavistischen Formen an lebenden Pflanzen. Denkschr. der kais. Akad. d. Wissensch. in Wien. 1. Folge im November 1887. Bd. LIV, 2. Folge im November 1888, Bd. LV, 3. Folge im Jänner 1889. Bd. LVI. — Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie der Pflanzen auf paläontologischer Grundlage. Denkschr. etc. im November 1889. Bd. LVII.

3. Die homologen Formelemente, d. i. diejenigen, welche demselben Organsysteme angehören, z. B. verschiedene Blattformen, kommen bald neben einander vor, sie sind also von einander getrennt, aber auf demselben Stamme (Stocke) beisammen, oder sie sind zu zwei oder mehreren combiniert, so dass sie eine daraus resultierende Mittelform hervorbringen.

4. In Bezug auf die Verteilung der Formelemente, namentlich des Blattes, auf dem Mutterstocke unterscheiden wir mehrere Fälle: a. Nur ein Formelement kommt vor, ein Blatt ist wie das andere, nicht nur an einem Baume, sondern auch an einem zweiten, dritten, vierten... z. B. *Cornus mas*, *C. sanguinea*, *Robinia Pseudacacia*. Solche Arten nennen wir homotype; sie sind sehr stabil. — b. Zwei oder mehrere Formelemente kommen auf dem Mutterstocke vor, aber das eine ist vorherrschend, es bestimmt den physiognomischen und diagnostischen Charakter der Pflanze; das ist das normale, die anderen, accessorischen, sind durch eine geringere Zahl von Blättern vertreten und diese erscheinen oft als Niederblätter am Grunde des Zweiges, oder sie zeigen sich nur gelegentlich, wenn die Pflanze durch Frühjahrsfröste, Insektenfraß u. dgl. in ihrer periodischen Belaubung gehemmt, gestört oder unterbrochen wird. — c. Zwei oder mehrere coordinierte, daher gleichwertige, Formelemente treten im Laufe der einjährigen Vegetationsperiode auf, sind aber zeitlich und örtlich am Mutterstocke von einander geschieden. Z. B. bei *Populus tremula*, *P. alba*; *Eucalyptus globulus*; bei den Phyllodien tragenden australischen Acacien (die bekanntlich anfangs nur gefiederte Blätter hervorbringen). — d. Die gleichwertigen Formelemente sind ziemlich gleichmäßig am Mutterstocke verteilt, wo sie auch gleichzeitig sich entwickeln; z. B. bei manchen cultivierten *Thuja*bäumen, wo das schmale *Retinospora*blatt mit dem echten *Thuja*blatt (dieses auf eigenen Zweiglein, die aus den *Retinospora*ästchen hervorbrechen) abwechselt. Von den fossilen Arten ist hier besonders *Voltzia heterophylla* erwähnenswert.

5. Ein jedes Formelement würde, wenn es allein auf einem Mutterstocke in Erscheinung käme und durch ununterbrochene Forterbung auf die folgenden Generationen übertragbar wäre, eine eigene Species oder wenigstens eine wohlbegründete Varietät bilden; das ist aber bei den genannten Cupuliferen nicht der Fall, weil ein zweiter, dritter, vierter Baum das gedachte Formelement weniger deutlich zeigt, indem wir es mit anderen Formen zugleich in mannigfacher Vermengung und Verbindung (Verschmelzung) antreffen. Die Individuen oder Stöcke derselben Gesamtspecies (*Q. sessil.*, *Q. pedunc.*, *F. silv.*) sind in Bezug auf die Zahl, Verteilung, Verbindung, absolute und relative Prävalenz der Blattformelemente sehr veränderlich.

6. Die Formelemente sind originär, d. h. sie entwickeln sich nicht, im eigentlichen Sinne des Wortes; sie lassen sich nicht das eine aus dem

andern ableiten, sondern sie sind ursprünglich gegeben (gewissermaßen vorgezeichnet), d. h. die Pflanze erhält schon zu Anfang, zur Zeit ihrer Constitution als Gattung, vielleicht noch früher, die Fähigkeit sie hervorzubringen, und sie erscheinen im Laufe der Zeit am Mutterstock in einer, wenn auch nicht gleichmäßigen Aufeinanderfolge[1]).

7. Die Ursachen, welche diese Succession bedingen und regeln, die also bewirken, dass nicht alle Formelemente zu allen Zeiten auf allen Mutterstöcken in gleicher Zahl oder in gleicher Prävalenz auftraten und auch jetzt nicht auftreten, sind uns ganz unbekannt. Wir wissen nicht, warum schon in der Urzeit, gerade so wie jetzt, gewisse genealogisch nächst verwandte Stöcke eine so große Verschiedenheit in dieser Beziehung aufweisen.

8. Haben die Formelemente an und für sich, vom Beginn der Gattung an, keine Entwickelungsgeschichte, so verhält sich das mit dem Individuum (Mutterstock als Baum, Strauch[2]) u. dgl.) ganz anders. Das Individuum hat sich im Laufe der Zeiten zu der specifischen Form, in der wir es heute vor uns sehen, geschichtlich entwickelt und zwar durch Annahme der entsprechenden Formelemente und den mehrmaligen Wechsel derselben infolge der Verdrängung des einen durch das andere.

9. Auf den mannigfach abgestuften Verbindungen (Combinationen) der Formelemente beruht die Abänderung (Variation) der Pflanzenindividuen und in weiterer Folge jene der Arten.

10. Man kann die Formelemente am besten mit den Krystalltypen des Mineralreiches vergleichen. Gleichwie eine mineralische Substanz von einer bestimmten chemischen Constitution sofort die Fähigkeit erhält, innerhalb eines bestimmten Formenkreises (z. B. innerhalb des regulären Krystallsystems) in Erscheinung zu treten, so vermag auch die Pflanze auf einer gewissen Stufe der inneren Entwickelung, wenn sie nämlich einen entsprechenden Grad der Differenzierung ihrer Gewebsbestandteile erlangt hat, diese oder jene Formelemente in der Gestaltung des Blattes anzunehmen. Aber ein wesentlicher Unterschied besteht darin, dass die mineralischen Formen eines und desselben Systemes, z. B. Würfel und Oktaëder, an einem Körper zum Vorschein kommen, ohne förmlich mit einander zu verschmelzen, wie im Pflanzenreich z. B. die Ovalform mit der Ellipse, die Lanzettform mit der linealischen u. s. f.

---

1) Vielleicht hängt damit die seltsame Erscheinung zusammen, dass sich bei *Quercus* und *Castanea* ein ungewöhnliches Formelement in der Regel durch eine krankhafte Anomalie, eine wahre Entstellung des sonst symmetrisch gebildeten Organs, ankündigt. Das Normalelement ist wie weggelöscht und an seine Stelle ein förmliches Chaos gesetzt, aus dem allmählich ein regelmäßiges (symmetrisches) Gebilde hervorgeht, das aber vom normalen sehr verschieden ist. Man vergl. Jahrb. 1888. Bd. IX. S. 418—421.

2) Es wird vorzugsweise auf Lignosen hier Rücksicht genommen, weil diese die allermeisten (überhaupt bestimmbaren) fossilen Reste geliefert haben.

11. Sehr häufig treten bei Rotbuchen und Eichen verschiedene Formelemente auf an Individuen, die genealogisch einander sehr nahe stehen, und ebenso bei Individuen, die verschiedenen Unterabteilungen der Gattung angehören, identische Formen des Blattes, hin und wieder auch der Frucht, so dass man durch ein eingehendes Studium dieser Gattungen nach und nach auf den Gedanken kommt, die genealogische Verwandtschaft falle nicht immer mit derjenigen zusammen, welche in der einfachen Übereinstimmung der morphologischen Eigenschaften besteht.

12. Man wird am Ende gezwungen, zwischen einem rein genealogischen und einem idealen Systeme zu unterscheiden, und wird sich gestehen müssen, dass diese nicht immer und überall sich decken. Das erstere gründet sich auf die wirkliche Descendenz und würde uns, wenn es möglich wäre, alle individuellen Glieder der Gattung zu überblicken und weiter und immer weiter ihre Ascendenten in die Urzeit zurückzuverfolgen, bis zu den Urindividuen führen, aus denen die heutigen Buchen und Eichen hervorgegangen sind. Das zweite umfasst die idealen Verwandtschaften, wie sie im Mineralreich alle jene anorganischen Wesen mit einander verbinden, die in den morphologischen, molekularen und optischen Eigenschaften übereinstimmen. Verwandt sind demnach in diesem Sinne z. B. Calcit, Dolomit, Magnesit, Siderit, Ankerit, Manganspat und selbst der Smithsonit (Zinkspat), obschon diese Mineralarten sehr verschiedene Metalle enthalten und keineswegs die eine von der anderen abstammt. Das Gleiche gilt von den Arten der Alaungruppe.

13. Im Tier- und Pflanzenreich tritt ein Doppelfactor hinzu, nämlich die Fortpflanzung der Individuen und die Vererbung der Eigenschaften. Dieser Doppelfactor verwirrt und erschwert unseren Einblick in das Wesen der Gestaltung im Reiche der Organismen, aber er hebt denjenigen, der die Grundlage der Gestaltung im Mineralreiche bildet und der sich auch auf das Tier- und Pflanzenreich erstreckt, nicht auf. Um mich besser verständlich zu machen, möchte ich noch sagen: würde den Pflanzen die Fähigkeit der Vermehrung (durch Samen, Knospen oder sonstige Keime) fehlen, und die Erde brächte nochmals die allerniedersten, die überhaupt denkbar sind, hervor, so müsste es wahrhaft wunderbar sein, wenn sie alle in gleicher (identischer) Form zum Vorschein kämen, da die Natur selbst so einfache Stoffe wie Kohle, Kiesel, kohlensauren Kalk so mannigfach gestaltet. Weil die Pflanzen sich vermehren und die Natur an die aufeinander folgenden Generationen den Fortschritt, d. i. eine complicierte Organisation geknüpft hat, so glauben wir nur zu leicht, dass überhaupt die ganze Mannigfaltigkeit der Gestaltung (Variation im weitesten Sinne) im Tier- und Pflanzenreich einzig und allein auf der Fortpflanzung und in weiterer Folge auf der Descendenz beruhe.

14. Aus dem Obigen folgt, dass sich die Genealogie oder der Stammbaum nicht so ohne weiteres für eine ganze Gattung wie *Quercus* oder

Fagus zusammenstellen lässt, und selbst wenn die hierher gehörigen Fossilien in ausgezeichnet gut erhaltenen Abdrücken von Blättern, Blüten und Früchten in Hülle und Fülle vorliegen würden, weil oft das morphologisch ähnlichere nicht auch das genealogisch verwandtere ist. Man kann nur bruchstückweise die Abstammung einzelner Arten und zwar nur etwa bis zum Mittelmiocän ableiten; weiter nach rückwärts lässt sich der Ursprung unserer Eichen und Buchen (als specifischer Formen) nur vermuten.

15. Die Zahl der fossilen, namentlich tertiären Reste dieser Gattungen, die man mit Sicherheit als solche erkannt hat, ist bereits sehr beträchtlich, wenn auch allerdings die Zahl der fälschlich für *Quercus* gehaltenen Fossilien eine nicht geringere ist. Besonders reich ist die Ausbeute an fossilen Blattabdrücken der Eiche und Rotbuche aus dem Tertiär des westlichen Grönland (bei 70° n. Br. und nördlicher), aus dem Tertiär von Alaska, aus der Braunkohlenformation der Wetterau in der Rhein-Maingegend, aus Steiermark (Leoben, Parschlag u. s. f.) und aus den Tertiärschichten von Bilin in Böhmen, Schossnitz in Schlesien, aus dem südöstlichen Frankreich, aus den gypsführenden Schichten von Sinigaglia bei Ancona und aus dem Arnothal in Italien zu nennen. Nicht wenige Formen sind aus dem Tertiär Nordamerikas bekannt, und selbst die Untersuchungen der fossilen Pflanzen von Neu-Seeland und Australien (Vegetable Creek und Elsmore in Neu-Südwales) haben einige Aufschlüsse über tertiäre Eichen und Buchen geliefert.

16. Gleichwohl würde auch dieses sehr ansehnliche fossile Material bei weitem nicht ausreichen, dem Forscher den richtigen Weg zu weisen, wenn es sich um die Auffindung des phylogenetischen Zusammenhanges zwischen den lebenden und den vorweltlichen Formen handelt: es gehört dazu auch noch eine ausgezeichnete Kenntnis der morphologischen und ontogenetischen Verhältnisse an den lebenden Bäumen dieser Gattungen, einschließlich der Kenntnis der geographischen Verbreitung der bisher bekannten lebenden Arten.

17. Die bedeutendste Errungenschaft der neueren Untersuchungen über den Atavismus der Pflanzen besteht darin, dass man erkannt hat, welche Bewandtnis es mit dem Wechsel der Formen hat. In der Regel verschwinden die Formelemente, wenn eine Art, ein Typus oder wie man anders das nennen mag, im Laufe der Zeiten infolge veränderter Lebensverhältnisse oder aus einem anderen Grunde zur Neige geht, nicht plötzlich, sondern sehr allmählich, gleichsam intermittierend, unter öfterer Recurrenz. Schließlich kehren sie nur mehr bei ganz ungewöhnlichen Störungen des Wachstumsvorganges wieder. Manche erblicken wir als letzte, erlöschende Spuren an den Niederblättern der Zweige. Wenn das nicht wäre, könnte man nur die fossilen Reste jener Arten bestimmen, welche sich seit dem Tertiär nur sehr wenig oder gar nicht geändert haben.

Man könnte z. B. allenfalls die tertiäre *Planera*, den Amberbaum, den *Glyptostrobus* und noch etliche wenige Gattungen am Blatte erkennen, damit wäre aber auch die Grenze des Erreichbaren gegeben. Heterotype Arten und Formen sind nur durch ein sehr eingehendes Studium der an den einzelnen lebenden Individuen zu beobachtenden Formelemente bestimmbar, indem die (nun begründete) Voraussetzung gemacht werden darf, dass gewisse accessorische Formelemente, die jetzt keinen diagnostischen Wert haben, in der Urzeit gerade die normalen und den specifischen Charakter der Pflanze bestimmenden waren.

18. Die Species ist seit den neueren Untersuchungen über die Veränderlichkeit der Form im Tier- und Pflanzenreiche ein sehr schwer fassbarer Begriff geworden; dieser Begriff lässt sich an den urweltlichen Organismen noch viel schwerer realisieren, als an den lebenden. Welche Schwierigkeiten werden nicht schon heraufbeschworen, wenn man den Versuch macht, die Legionen der jetzigen Formen der Gattungen *Rubus*, *Rosa*, *Hieracium* dem Linné'schen Einteilungsprincip anzupassen und unterzuordnen? Die Species hat aber nur so lange einen Wert, als man sie in dem Sinne auffasst und behandelt wie ihr Urheber vor 150 Jahren. Sie beruht auf der Annahme einer wenigstens relativen Beständigkeit der Charaktere, ihr Object ist etwas gewordenes, abgeschlossenes, fertiges. Sie hat daher einen sehr fraglichen Wert für vorweltliche Perioden, wo die Formen weder in der Richtung gegen die Vergangenheit, noch in der Richtung gegen die Zukunft abgeschlossen waren. Aber auch abgesehen davon erscheint die fossile Species (einige Ausnahmen abgerechnet) nicht recht fassbar: wegen der Mangelhaftigkeit der fossilen Reste. Um den Begriff einer Baumart zu erfassen, muss man bekanntlich nicht nur einige Blätter eines Individuums, sondern auch dessen Blüten, Früchte, den Habitus der Pflanze und noch manches andere kennen, man muss aber auch mehrere, ja viele Bäume verschiedener Gegenden gesehen und mit einander verglichen haben. Das ist bei fossilen Pflanzen unmöglich.

19. Was der Paläontolog an einem Blattabdruck erkennt, kann nur für ein Formelement bestimmend sein und als solches sollte folgerichtig der Fund auch gedeutet werden. Hat man daneben in derselben Schicht auch noch andere Blattabdrücke angetroffen, die anderen Blattformen derselben Gattung entsprechen, so sollte man sie einzeln mit ebenso vielen eigenen Namen bezeichnen. Es kann immerhin sein, dass jene Blätter alle auf ein und demselben Baume (Stocke) gewachsen sind; wenn man es aber auch wüsste, so wäre es dennoch vorzuziehen, sie nicht unter eine gemeinsame Species zu subsumieren, denn die bezüglichen Funde sind, wenn auch zahlreich, dennoch nicht ausreichend, die Species zu charakterisieren, die Zusammenziehung würde aber nur die scharfe und präcise Auffassung des Formelementes vereiteln. In diesem Falle wäre es empfehlenswert, so lange mit der theoretischen Deutung zu warten, bis man neue Reste in hinreichender

Zahl aufgefunden hätte, um zu erkennen, ob sich daraus eine Species construieren lässt oder nicht. Hat ein fossiles Formelement einen Namen erhalten, z. B. *Fagus Feroniae* Unger, und ist dieses durch eine Beschreibung und eine brauchbare Abbildung festgestellt, so sollten mit diesem Namen (unter Hinweisung auf die Abbildung, in unserem Falle *Chloris protogaea* T. XXVIII, Fig. 34) nur jene später und anderwärts gefundenen Fossilien bezeichnet werden, welche mit dem Original unverkennbar übereinstimmen. Man hat bisher diesen Grundsatz nicht immer befolgt: die Verquickung der beiden Begriffe Formelement und Species hat schon mehrmals eine Verwirrung verursacht und manche unnötige Controverse herbeigeführt, was selbstverständlich Niemanden zum Vorwurfe gereicht, denn die Phytopaläontologie ist erst ein sehr junger Zweig der Naturforschung, während doch nur eine langjährige Erfahrung lehren kann, was hier zweckmäßig und daher empfehlenswert ist.

20. Lässt sich überhaupt eine fossile Baumpflanze aus einem oder mehreren Blattabdrücken bestimmen? Diese Frage könnte am besten ein Forscher beantworten, der sich schon 30 oder 40 Jahre mit der Untersuchung fossiler Pflanzen befasst. Was ich hier diesbezüglich bemerke, möge man als ein vorläufiges Ergebnis betrachten, als eine Ansicht, die sich auf ein erst siebenjähriges Studium vorweltlicher Bäume und Sträucher gründet. Der Gattungscharakter einer samenerzeugenden Pflanze ist vor allem in deren Blüten und Früchten ausgesprochen. Dennoch kann man unter gewissen sehr günstigen Umständen ein Blattfossil der Gattung nach bestimmen, doch niemals unmittelbar. Z. B. findet man in einem geschichteten Gestein die so leicht erkennbaren Früchte der Platane, und an einem anderen, wenn auch weit entfernten Orte in einer Schichte von annäherungsweise gleichem Alter Blattabdrücke, welche mit dem Blatte der nordamerikanischen Platane (*P. occidentalis* L.) völlig übereinstimmen, so wird man nicht anstehen, das Vorkommen einer fossilen Platane hier anzunehmen. Zwei wichtige Umstände kommen hier dem Forscher zu Hilfe: die Nachweisung der Platanenfrüchte in den Schichten am Orte A, und das gleiche oder ungefähr gleiche Alter der Gesteinsschichten, welche die Blattfossilien einschließen, am Orte B. Fossile Blattabdrücke, welche in allem und jedem, was Umrisse und Nervation anbelangt, mit dem Blatt der lebenden Espe übereinstimmen, lassen auf eine Pappel, *Populus*, schließen, weil die Espe eben dieser Gattung angehört. Ganz anders verfährt der Paläontolog, wenn er es mit fossilen Ein- und Zweischalern (Brachiopoden, Bivalven, Gasteropoden und sonstigen Conchylien) zu thun hat. Diese Wesen tragen ihren generischen Charakter an der Schale, und letztere ist die Hülle, welche alle Weichteile eines Individuums einschließt, sie gestattet daher, wenn sie gut erhalten ist, allein schon eine unmittelbare und sichere generische Bestimmung. Die Schwierigkeit besteht weiter nur in der richtigen Abgrenzung und Aneinandergliederung der Arten, bez.

Formen. Der Phytopaläontolog muss sich von anderen Gesichtspunkten und Erwägungen leiten lassen. Er hat, wenn es sich um höher organisierte Pflanzen handelt, niemals alle äußeren oder peripherischen Theile eines Individuums vor sich, sondern meist nur einzelne Blätter (Blattabdrücke), oder selbst nur Fragmente davon, seltener Blüten und Früchte, am seltensten ganze beblätterte Zweige mit Blüten oder Früchten. Auf einer und derselben Steinplatte zerstreute Blumenblätter, Staubgefäße, Samen, Kätzchenschuppen und andere problematische Objecte sind in der Regel, auch wenn sie für sich gut erhalten sind, nicht bestimmbar, weil man nicht weiß, ob und wie sie zusammengehören. Es kann darum nur eine sehr geschickte Berücksichtigung der Hilfsmittel und Nebenumstände, nach langer Zeit und auf mannigfachen Umwegen, zum Ziele führen, natürlich bei Benutzung eines sehr reichen und brauchbaren Vergleichsmaterials [1].

21. Ein sehr wichtiger Umstand ist die, wenn auch nur beiläufige Kenntnis des geologischen Horizontes, dem die fossilienführende Schicht angehört. Man darf nicht versäumen, sich diese Kenntnis zu verschaffen, wo dies überhaupt möglich ist (wie z. B. wenn mitten drin, oder vielleicht im Hangenden, oder im Liegenden Conchylien oder andere Tierreste vorkommen). Dadurch gewinnen die Pflanzenbestimmungen um ein Bedeutendes an Wahrscheinlichkeit, weil man die schon anderwärts erforschte fossile Flora desselben Horizontes zum Vergleiche heranziehen kann.

22. Je jünger der geologische Horizont ist, dem die fraglichen Pflanzenreste angehören, desto leichter und sicherer wird man sie bestimmen können. Der Phytopaläontolog steht auf sicherem Boden erst, wenn er es mit Arten, bez. Formen zu thun hat, die in der jetzigen europäischen Flora, in jener der Pontus-Länder und Kaukasiens, in der gegenwärtigen Pflanzenwelt der Vereinigten Staaten und Canadas, allenfalls auch des nordöstlichen gemäßigten Asiens ihre Nächstverwandten haben, und zwar 1. weil dies Pflanzen sind, von denen viele allenthalben in den europäischen Gärten und größeren Parkanlagen im Freien cultiviert werden. Man kann alle Formelemente des Laubes in allen Alterszuständen der Pflanze mit Leichtigkeit kennen lernen. 2. Weil diese Baum- und Straucharten meist dünne zarte Blätter haben, deren Nervation sich bei den fossilen auf einem dichten Gestein sehr deutlich ausprägt. Dadurch dass die Blattabdrücke durch reichliche Kohlensubstanz verdeckt sind, wird bei den derben lederigen Blättern immergrüner Bäume die Nervation unkenntlich, deren Bestimmung demnach sehr schwer, in den meisten Fällen geradezu unmöglich. Von diesem Übelstand sind fast alle Blattfossilien aus dem Eocän und Oligocän mehr oder weniger betroffen. Auch die aquitanische Stufe liefert noch viel

---

[1] Dass die Anlage und fleißige Benutzung einer reichen Typensammlung von lebenden Baum- und Straucharten aller Länder das allerwichtigste Hilfsmittel ist, braucht (als selbstverständlich) nur nebenbei bemerkt zu werden.

von diesem problematischen Material. Die Belegstücke tropischer und subtropischer Pflanzen in den Herbarien sind gewöhnlich nur zu mangelhaft, weil in der Regel nur die Hauptformen darin vertreten sind. Man kann sich auf Grund eines solchen Materials nicht bis auf die Formelemente einlassen, die doch das nächste und einstweilen einzig erreichbare Ziel der Bestimmung fossiler Pflanzen sind.

23. Handelt es sich um Blattfossilien, so ist die Bestimmung derselben nur durch Berücksichtigung gewisser subtiler Kennzeichen möglich. Die allgemeinen Züge, als Umrisse der Lamina, Grundanlage der Nervation und des Geäders, Beschaffenheit des Randes, verhältnismäßige Länge des Stiels u. s. f. lassen in der Regel den Forscher im Stich. Beispiele: charakteristisch für *Planera Ungeri* (*Zelkova Ungeri* Kov.) ist je ein kurzer Tertiärnerv, der fast geradlinig zur nächsten Zahnbucht führt, wo er eine mit der Lupe deutlich bemerkbare Sklerenchymsubstanz absetzt (am Fossil ist daselbst eine punktförmige Anhäufung der Kohlensubstanz wahrnehmbar). Für die Ulme ist die Gabelung einzelner Secundärnerven kennzeichnend, so wie auch der Umstand, dass von mehreren Tertiärnerven einer bogenförmig zu einer nahe liegenden Zahnbucht führt. Auch ist bei manchen Ulmenblättern die Basis der Spreite unsymmetrisch, u. s. f. Solche Kriterien sind selten durchgreifend, führen aber, wo sie anwendbar sind (unter entsprechender Berücksichtigung anderer wichtiger Umstände) sicher zum Ziele. Wenn das Gestein sehr dicht ist (ähnlich dem lithographischen Schiefer von Solnhofen), kann selbst die Epidermis mit ihren Schließzellen, Haargebilden und sonstigen Wucherungen im Abdruck wichtige Anhaltspunkte zur Unterscheidung und Erkennung gewähren.

24. Die Resultate einer richtigen Bestimmung fossiler Pflanzen lassen sich nach drei verschiedenen Gesichtspunkten ins Auge fassen, d. h. sie können eine dreifache Verwertung finden, insofern sie nämlich zu stratigraphischen, zu geographisch-klimatologischen, oder zu phylogenetischen Fragen herangezogen werden. Zum Zwecke der Lösung rein stratigraphischer Probleme sind unter gewissen Umständen auch jene Fossilien verwendbar, welche ihrer systematischen Stellung nach nicht bestimmt werden konnten. Z. B. die mit dem provisorischen Namen *Credneria* bezeichneten Pflanzenfossilien sind Blattreste, deren Gattungsverwandtschaft ganz problematisch ist, weil man noch immer nicht weiß, welcherlei Blüten und Früchte die Pflanzen getragen haben, von denen sich jene Blattreste in Abdrücken erhalten haben. Nichtsdestoweniger sind die Crednerien echte Leitfossilien für das Cenomanien der Kreideformation. Wenn man in einer Gesteinsschichte auch keine anderen Versteinerungen finden würde als mehrere Formen von wirklichen Crednerien (vom Typus der *C. triacuminata* Hampe), so wäre man nicht im Zweifel, welcher geologischen Stufe man die Schicht zuzuweisen hätte. Schon aus diesem Grunde sollte man diejenigen Petrefacte, deren systematische Stellung auch nach Heranziehung

eines reichen Vergleichsmaterials nicht aufgeklärt werden konnte, keineswegs ignorieren, sondern vielmehr durch möglichst naturgetreue Abbildungen (mit Angabe der Vorkommensverhältnisse) bekannt geben, weil sie unter den schon angedeuteten Umständen anderwärts wichtige Aufschlüsse über den geologischen Horizont und die Parallelisierung gewisser Gesteinschichten geben können. Solche Schlüsse gründen sich auf die Vergesellschaftung der fossilen Organismen, von denen mehrere bereits systematisch wohl bestimmt sein müssen. Für manche dieser fraglichen Blattfossilien ist schließlich, durch den gegenseitigen Austausch mehrfacher darauf bezüglicher Funde, besonders aber infolge nachträglicher Ergänzungen und Revisionen, auch die generische Bestimmung gelungen.

25. Zu phylogenetischen Zwecken sind nur die vollständigen und ganz sicheren Bestimmungen verwendbar, d. h. man kann nur aus denjenigen Blatt- und sonstigen Pflanzenpetrefacten, deren Stellung zu einer der lebenden Gattungen genau bekannt ist, Schlüsse bezüglich der Abkunft der Pflanzen ziehen. Weil es unumgänglich notwendig ist, die Formelemente nach ihrer wirklichen Zusammengehörigkeit zusammenzufassen, um so gewissermaßen die Individuen zu reconstruieren, so müssen einerseits die lebenden Individuen (Stöcke) durch alle ihre Altersstufen und unter den verschiedensten Verhältnissen des Vorkommens studiert, andererseits die Lager fossiler Pflanzen möglichst vollständig ausgebeutet werden, damit man feststellen könne, was auf ein und demselben Stocke gewachsen ist, oder doch gewachsen sein dürfte. In letzterer Beziehung hat sich, wo das Gestein sehr hart und spröde ist, die Frostsprengung als sehr vorteilhaft für die Gewinnung zahlreicher und brauchbarer Blattabdrücke erwiesen[1]). Hierdurch gelang es z. B. aus dem harten Mergelschiefer von Parschlag mehr als zehnmal so viel Stücke herauszubrigen, als bei der anfänglichen, mehr oberflächlichen Ausbeutung (von 1846 bis 1852) möglich war.

26. Die Eiche (erfahrungsgemäß lässt es sich insbesondere von den Roburoiden sagen) kann von Natur aus, oder auch künstlich, in einen Zustand versetzt werden, der uns ziemlich klar sehen lässt, wie sich die gegenwärtige Form des Blattes aus Componenten zusammensetzt, von denen mehrere verlässliche phylogenetische Schlüsse gestatten. Wir nennen diesen den Heterophylla-Zustand. Man beobachtet ihn, so oft der Baum zur Zeit der Belaubung einen strengen Frost erleidet. Da werden die noch sehr empfindlichen Triebe samt dem Laube getötet. Der Baum belaubt sich in den folgenden 2 oder 3 Wochen von neuem. Desgleichen nach einer Entlaubung durch einen starken Insektenfraß, wenn Raupen oder Maikäfer das Laub ganz abgeweidet haben.

---

1) Die Blöcke werden während des Winters in Wasser gelegt und durch 2 oder 3 Monate dem Froste ausgesetzt. Das zwischen den Lagen gefrierende Wasser treibt das Gestein längs der Schichtflächen auseinander und bewirkt eine gleichmäßigere Spaltung, so dass die Blattabdrücke meist sehr leicht und schön aufgeschlossen werden können.

27. Am vollkommensten zeigt sich der Heterophylla-Zustand, wenn beiderlei störende Momente mehrere Jahre nacheinander auf den Baum eingewirkt haben, was insbesondere dann der Fall ist, wenn sich derselbe an einer exponierten Stelle, etwa an einem Waldrand, befindet; denn auf die öfters durch Fröste geschwächten Bäume gehen die Insekten am liebsten, und diejenigen, welche von solchen mehrmals verstümmelt worden sind, zeigen sich am meisten gegen Frühjahrsfröste empfindlich und geraten in einen äußerst labilen Formzustand.

28. In diesem Falle vermag der Baum (beim zweiten Trieb) nicht mehr die normale Blattform hervorzubringen; an ihrer Stelle erscheinen Blätter, welche teils mit gewissen fossilen Typen übereinstimmen, teils solche, die an noch lebende, aber fremdländische (nordamerikanische und mediterrane) Formen erinnern, hin und wieder auch solche, wie sie erst seit dem Pliocän bekannt sind und namentlich durch die tief gehende Zerteilung und Schlitzung einen Fortschritt in der Gestaltung des Blattes bei den Roburoiden bekunden.

29. Der Heterophylla-Zustand dauert nur 1 Jahr. Im nächsten Frühling sehen wir am Baum, wenn derselbe ungestört sich belauben konnte, wieder das Normalblatt als vorherrschende Blattform. Inwieweit dieser Zustand, wenn der Baum durch sehr viele Jahre hindurch gleichmäßig den angeführten Störungen ausgesetzt wäre, inhärent oder stabil würde, darüber liegen bisher keine Erfahrungen vor, weil selten drei oder mehr solche Jahre aufeinander folgen. Bei *Populus euphratica* Oliv. ist die Heterophyllie insofern constant, als sie nicht von zufälligen Störungen der periodischen Belaubung abhängig ist.

30. Zu unterst an dem aus einer adventiven oder »schlummernden« Knospe hervorgegangenen Sprosse bemerkt man bei *Quercus sessil.* × *pedunc.* ein ganzrandiges längliches oder verkehrt-eiförmiges, nicht selten auch elliptisches Blatt, das mit »*Q. Laharpi*« Heer, zum Teile auch mit »*Q. tephrodes*« Ung. aus dem Tertiär auffallend übereinstimmt. Weiter oben erscheint ein etwas gebuchtetes, gegen den Grund keilig verschmälertes Blatt (Prinus-Form), gegen die Spitze aber das tiefer eingeschnittene Pinnatifida-Blatt.

31. An Standorten, welche besonders exponiert sind, zeigt bei *Q. sessil.* auch der Zweig in seinem ersten Laub merklich abweichende Formverhältnisse. Man bemerkt zu unterst als Niederblatt eine eilanzettliche Form, mit wenig tief eingreifender Buchtung, ganz der »*Q. Johnstrupi*« Heer aus der obersten Kreide von Patoot in Grönland entsprechend. Auf dieses Blatt folgt die länglich-elliptische Infectoria-Form und an der Spitze des Zweiges die Normalform.

32. Unter den Formelementen der *Q. pedunculata* vermisst man die Johnstrupi- und Infectoria-Form. Bei dieser Eiche treten bei der Formzerlegung Typen auf, die mehrfach an gewisse lebende nordamerika-

nische Eichen erinnern, z. B. *Q. aquatica* Walt., *Q. bumelioides* Liebm., *Q. elliptica* Née.

33. Daraus ergiebt sich zunächst mit großer Wahrscheinlichkeit, dass *Q. pedunculata* keineswegs von einer Eichenspecies abgeleitet werden kann, die während des Miocän in Europa gelebt hätte und auch als »Stammform« der *Q. sessiliflora* zu betrachten wäre. Dieser Wahrscheinlichkeitsschluss wird beinahe zur Gewissheit, wenn man auch noch beachtet, dass die genannte Eiche im Pliocän Europas (wenigstens Mitteleuropas) fehlt. Man kann es wohl sagen, nachdem sich unter den sehr zahlreichen Eichenfunden vom Arnothal, von Sinigaglia, Gleichenberg, Szantó in Ungarn, aus der Auvergne u. a. O. keine Spur davon vorgefunden hat.

34. Die Sommereiche (*Q. pedunc.*) erscheint in Europa zum ersten Mal in der Interglacial-Zeit, und zwar, so viel man bis jetzt weiß, in der nördlichen Schweiz. Sie dürfte wohl aus den Pontus-Ländern und den Gebieten südlich vom Kaukasus eingewandert sein; denn dort ist die Heimat der nächst verwandten *Q. Haas* Kotschy und mehrerer anderer Formen, die kaum wesentlich von *Q. pedunculata* verschieden sind.

35. Von *Q. sessiliflora* finden sich außer den genannten noch folgende Formelemente fossil, und zwar in den Tertiärablagerungen Mitteleuropas: 1. »*Q. etymodrys*« Ung. Gleichenberg und Sinigaglia (sarmatische Stufe). Entspricht im Allgemeinen teils der Mirbeckii-, teils der Infectoria-Form der orientalischen und südspanischen Eiche aus der Collectivspecies der *Q. lusitanica* DC. Kommt auch bei *Q. sessiliflora* vor. Lamina länglich, mit kurzen, abgestumpften, ungleichmäßigen Zähnen. — 2. »*Q. Gmelini*« A. Br. Fossil in den älteren Ablagerungen der Wetterau-Rheinischen Braunkohlenformation. Dieses Formelement zeigt sich an der lebenden Eiche nur stellenweise, z. B. am Kreuzkogel bei Leibnitz in Mittelsteiermark, ist auch aus Nord-Ungarn und von einer Gegend im südlichen Schweden bekannt (wird sich gewiss auch anderwärts finden). Die Gmelini-Form nähert sich einigermaßen dem Blatt-Typus der mexikanischen *Q. xalapensis* H. et B. und zeigt große Neigung, wo sie erscheint, alle anderen Formelemente am Stocke zu verdrängen. An den oberen Ästen des älteren Baumes nähert sich die Form des Blattes mehr jener der tertiären »*Q. Lyelli*« Heer von Bovey Tracey in England. — 3. Die forma Mirbeckii kommt im Pliocän der Auvergne vor, so wie auch die ähnliche *f. roburoides* (*Q. robur pliocaenica* Sap.) in den Cineriten von Cantal.

36. Es unterliegt demnach keinem Zweifel mehr, dass unsere mitteleuropäische Wintereiche aus der ähnlichen pliocänen, bei der das Formelement der *Q. infectoria* Oliv. und *Q. Mirbeckii* Du Roi nur noch mehr vertreten war als bei der gegenwärtigen, hervorgegangen ist. Die Hypothese einer Einwanderung der *Q. sessiliflora* am Schlusse der Tertiärperiode ist demnach entbehrlich.

37. Die »*Q. steinheimensis*« und »*Q. furcinervis*« Ludwig des unteren Miocän der Wetterau, so wie die »*Q. Meriani*« Heer aus der Molasse der nördlichen Schweiz finden sich zeitweise in ganz entsprechenden Formelementen der lebenden *Q. sessiliflora* wieder, weshalb diese recht gut auf Tertiäreichen zurückgeführt werden kann, die schon im Aquitan in Mitteleuropa heimisch waren; daraus geht aber weiter hervor, dass die Wintereiche phylogenetisch den Galleichen näher verwandt ist als der Sommereiche (*Q. pedunculata*), denn die genannten Formen stehen der *Q. infectoria* und *Q. Mirbeckii* am nächsten.

38. Die Tendenz, das stark zerteilte Blatt Pinnatifida γ hervorzubringen, herrscht gegenwärtig bei Eichen, die nach den Eigenschaften der Blüte und Frucht gar nicht recht zusammengehören, insbesondere bei *Q. Tozza* Bosc., *Q. conferta* Kit. und der ähnlichen *Q. Farnetto* Ten., *Q. alba* L. und anderen Arten der Prinoiden Nordamerikas, ähnlich wie auch bei *Q. Cerris* L. und den Roburoiden. Alle diese Arten convergieren in der Blattgestaltung des Sommertriebes in progressiver Richtung nach demselben Ziele: der Ausbildung des doppeltfiederspaltigen Blattes. Ähnlich hat im Laufe der Urzeit auch bei gewissen Eichen, die aber in Blüte und Frucht einander näher standen als *Q. Cerris* und die Roburoiden, eine convergierende (gleichsinnige) Ausbildung mehrerer Eigenschaften stattgefunden, deren Resultat die Linné'sche *Q. Robur* ist, die somit auf die bloße Übereinstimmung der wesentlichen morphologischen Charaktere im normalen Zustande gegründet ist, im phylogenetischen Sinne aber keine Einheit darstellt[1].

39. An der lebenden Rotbuche Europas (*Fagus silvatica*) unterscheiden wir 13 Formelemente, von denen die einen im ersten oder Frühlingstrieb, die anderen bei einer zweiten, mehr oder weniger anormalen Belaubung erscheinen.

40. Die Nervation der Blätter vom ersten Triebe ist wesentlich anders als jene vom zweiten (secundären) oder Sommertriebe. Im ersten Falle verlaufen die stets ungeteilten und unverzweigten Seitennerven geradlinig gegen den Rand und biegen hart am Saume des Blattes um. Im zweiten Falle sind dieselben mehr oder weniger bogenförmig, etwas ungleichmäßig, bisweilen geteilt und lösen sich allmählich in ein ziemlich grobes Geäder

1) Man vergleiche damit die Thatsachen aus dem Tierreiche, über welche Neumayr Die Congerien- und Paludinenschichten Slavoniens und ihre Faunen. Abhandl. der k. k. geolog. Reichsanstalt in Wien 1875. Bd. VII. S. 90) berichtet. »Es giebt keine tertiäre Binnenablagerung in Europa, deren Conchylienfauna sowohl absolut als relativ, im Verhältnis zur Gesamtzahl der vorhandenen Arten so viele nordamerikanische Typen enthielte, als die oberen Paludinenschichten Westslavoniens. Von besonderem Interesse ist dabei, dass bei den Viviparen die aberrantesten Repräsentanten, sowohl die chinesischen als die nordamerikanischen Typen, von gewöhnlichen glatten Formen vom mediterranen Charakter abgeleitet werden müssen.

auf. Auch ist das Blatt unterseits dauernd mehr oder weniger behaart, bisweilen fuchsig braun.

41. Von den 13 Formelementen finden sich die meisten auch im fossilen Zustande, besonders im Tertiär des hohen Nordens (Westgrönlands bei 70° n. Br. und nördlicher, einzelne selbst auf Spitzbergen bei 79° n. Br.), so insbesondere die f. *cordifolia*, *dentata*, *curvinervia*, *oblongata*, *normalis*. Die im Miocän von Bilin (Böhmen) und Leoben (Steiermark) so häufig vorkommende *F. Feroniae* Ett. (non Unger) hat in der f. duplicato-dentata unverkennbare Spuren hinterlassen, während die f. attenuata an die Buche mahnt, welche im Aquitan in der Gegend der Wetterau häufig gewesen sein muss (*S. attenuata* Ludw.). Die f. crenata finden wir bei der lebenden japanischen, sowie auch bei der dortigen pliocänen *F. Sieboldi* Endl. wieder, ähnlich wie die nordamerikanische *F. ferruginea* Ait. in den zahlreichen tertiären Buchenblättern der Gypslager von Sinigaglia.

42. Die Frucht, die man, wenn auch nicht so häufig wie die Blätter der Buche, im fossilen Zustande gefunden hat (sowohl Cupula als Nüsschen), ist gleichwohl fast aus allen Horizonten des Tertiär vom äußersten Norden bis Steiermark bekannt; aber sie bewahrt von Anfang an den Charakter der *F. silvatica*, sehr verschieden von dem der heutigen australischen, neuseeländischen und chilenischen *Fagus*-Arten.

43. Die tertiären Buchenarten Australiens lassen, obschon sich manche im Blatt-Typus eng an die heutigen Arten südlich vom Äquator anschließen, eine Annäherung an *F. silvatica* deutlich erkennen. Das Fruchtnüsschen von *F. Benthami* Ett. und das Blatt von *F. Risdoniana* Ett. gehören zu den Formelementen, wie sie jedenfalls bei *F. silvatica* vorkommen.

44. Die Heterotypie wird, wenn wir in der Zeit weiter zurücksteigen, gegen die älteren Perioden immer häufiger[1]). Sehr deutlich zeigt sich dies an der tertiären *Myrica lignitum* (Ung.) und *Andromeda protogaea* Ung. von Parschlag. *Liquidambar europaeum* hatte mehr Formelemente als der lebende Storax-Baum Nordamerikas (*L. styraciflluum* L.) und *Acer trilobatum* A. Br. mehr als der gegenwärtig nächstverwandte Rotahorn (*A. rubrum* L.). Die bei *Populus euphratica* Oliv. vorkommenden Formelemente des Blattes bilden bei weitem nicht einen so vielgliedrigen Formenkreis wie die fossile *P. mutabilis* Heer ihn bietet. Wollte man jedem fossilen Formelemente den Wert einer Species zuerkennen, so hätte man z. B. bei Parschlag wenigstens 12 Eichenarten anzunehmen; denn in einem und demselben großen Steinblock sind mehr als 10 verschiedene Blattformen dieser Gattung aufgeschlossen worden. Es sind Formen, deren Analoga heutzutage teils bei den mediterranen *Q. Ilex* L. und *Q. coccifera* L., teils bei der nordamerikanischen *Q. virens* Ait. beobachtet werden, abgesehen von gewissen An-

1) Will man über das Tertiär zurückgehen, so hat man an den *Ginkgo*bäumen vom Cap Boheman (Juraformation) ein deutlich sprechendes Beispiel weitgehender Heterotypie.

klängen an indo-malayische und andere Formen. Ein so unmittelbar nachbarliches Vorkommen engverwandter Arten ist in den heutigen Floren der Erde unbekannt. Selbst in der tropischen Zone, wo die Mannigfaltigkeit und der Artenreichtum der Lignosen am größten sind, treten zwei nahe-verwandte, selbständige Species schwerlich so unmittelbar bei einander auf, dass sich die beiderseitigen Wurzeln berühren müssten: im Gegenteil, man lernt die Arten in dem Grade als Concurrenten und einander ausschließende Wesen kennen, als ihre specifischen Charaktere zur Selbständigkeit gelangt sind.

45. Die Eiche und die Rotbuche lassen sich als Gattungen nur bis zum Cenoman zurückverfolgen. Es giebt aber Anzeichen genug, dass sich zu jener Zeit diese Gattungen in einem außerordentlich heterotypen Zustande befanden. Die Erblichkeit der Formelemente (daher auch eine bestimmte oder stabile Aufeinanderfolge derselben) bestand so viel wie gar nicht, diese hatte sich erst mit zunehmender Zahl der Generationen ausgebildet. Es konnten daher die verschiedensten Formelemente des Blattes an Stöcken auftreten, die in Blüte und Frucht einander glichen, und andererseits übereinstimmende an Stämmen, die abweichende Blüten und Früchte trugen, oder die durch ungeheuere Flächenräume (große Meere und Continente) von einander getrennt waren.

46. Die gegenwärtigen Formverhältnisse gestalteten sich im Ganzen sehr allmählich, durch Erlöschen gewisser Formelemente und durch das Überhandnehmen der übrig gebliebenen, die infolge zunehmender Erblichkeit mehr und mehr auf bestimmten Individuen in gleichen Associationen und Verbindungen (Verschmelzungen) erschienen[1], sodass die Heterotypie auf einen niedrigeren Grad herabsank. Die größere Einförmigkeit der Individuen erst gestattet die Aufstellung jenes systematischen Begriffes, welcher der LINNÉ'schen Species entspricht. Der Gestaltungsprocess ging wahrscheinlich in gewissen Zeiten rascher vor sich: es sind das jene Perioden, in denen sich für größere oder geringere Teile der Erdoberfläche die physischen Verhältnisse schneller änderten als sonst (z. B. im Oligocän, nach dem Rückzuge des eocänen Binnenmeeres, und mit Beginn der Quartärperiode). Zunächst aber sind klimatische und andere physische Factoren nur als rein äußere auslösende Kräfte zu betrachten, welche gleichsam das in Scene setzten, was in den noch unergründeten Tiefen der organischen Welt längst vorbereitet war.

---

[1]) Es ist sehr wahrscheinlich, dass durch hybride Kreuzungen der Individuen schon in der Urzeit die Formelemente von einem Stamm auf den andern übertragen wurden, nicht unwahrscheinlich ist es auch, dass gerade die Hybriden, wenn sie die Formelemente von Individuen, welche unter verschiedenen physischen Verhältnissen gelebt haben, in sich vereinigen, die meiste Ausdauer und Lebenskraft besitzen. Auf diesem Wege könnten wir die Vereinigung und Verschmelzung mehrerer Formelemente au Individuen, die sich durch eine stetige Reihe von Generationen trotz der Eiszeit bis auf den heutigen Tag erhalten haben, am leichtesten verstehen; allein es fehlen positive Beweise für die Richtigkeit dieser Anschauung.

Über Helleborus Bocconi Ten. und H. siculus Schiffner.

Von

Dr. Herrmann Ross

Privatdocent der Botanik an der Universität in Palermo.

In der im XI. Bande dieser Zeitschrift von Dr. Victor Schiffnfr veröffentlichten Monographie der Gattung *Helleborus* wird aus der in Sicilien wachsenden Pflanze eine neue Art, *Helleborus siculus*, gemacht, während dieselbe allgemein als völlig übereinstimmend mit dem auf dem italienischen Continent verbreiteten *Helleborus Bocconi* Ten. betrachtet wird. Schiffner[1]) sagt von *Helleborus siculus* nach der ausführlichen lateinischen Diagnose, wie folgt: »Die Pflanze wurde bisher allgemein mit *Helleborus Bocconi* verwechselt, ist aber durch die stets kahlen, verhältnismäßig kleinen Blätter, das fast stets vorhandene lang gestielte Blatt in der unteren Stengelhälfte, die sehr schlanken, hohen Stengel, die großen Blüten etc. recht gut verschieden. Jedoch finden sich vielleicht Übergänge zwischen beiden in Sicilien oder Unteritalien, ich habe aber solche nicht gesehen.«

Die angeführten specifischen Charaktere schienen mir schon von vornherein zu geringfügiger Natur, um daraufhin eine neue Art zu gründen; jedoch beruht das ja auf Ansichten. Es stellte sich aber außerdem bei eingehender Vergleichung des mir zur Verfügung stehenden umfangreichen lebenden und Herbar-Materials noch heraus, dass alle angeführten Unterscheidungsmerkmale großen Veränderungen unterworfen sind oder auch zum Teil von Lebensbedingungen und Vegetationsverhältnissen der einzelnen Individuen abhängen. Vielleicht lagen dem Autor zufällig abnorme oder unvollkommene Exemplare vor, wie es leider nur zu oft bei sicilianischen Pflanzen der Fall ist.

Schiffner hebt als erstes charakteristisches Merkmal der sicilianischen *Helleborus*-Art die kahlen Blätter hervor. Auf den ersten Blick oder bei oberflächlicher Beobachtung erscheinen dieselben kahl; jedoch kann man, besonders bei lebendem Material, mit der Lupe oder besser noch unter dem Mikroskop feststellen, dass sich auf der Unterseite der Blätter, haupt-

1) l. c. p. 116.

sächlich auf den stark hervorspringenden Nerven, zerstreut kleine, einzellige, kopfförmige Haare finden, die mit zunehmendem Alter allerdings größtenteils abfallen. Es stimmt dieses vollkommen mit dem auf dem italienischen Continent vorkommenden *Helleborus Bocconi* überein, der auch in den meisten Fällen an den Nerven spärlich, kaum wahrnehmbar, behaart ist, wie ja auch TENORE[1]) bereits ganz richtig angiebt: »foglie, talvolta con radi peluzzi decidui« . . . und bezüglich der Nerven: . . . »dove guardate colla lente si osservano sparse di corti peluzzi« . . . Bei kürzeren und oberflächlichen Beschreibungen dagegen sagt auch TENORE einfach »folia utrinque glabra«, an einigen Stellen sogar »folia glaberrima«. Es existieren also in dieser Hinsicht absolut keine Unterschiede zwischen den beiden in Rede stehenden Pflanzen.

Jedoch nicht alle Exemplare von *Helleborus Bocconi* sind so spärlich behaart, wie es oben angegeben wurde, ich sah auch mehr oder minder stark behaarte Formen aus verschiedenen Gegenden. Solche Exemplare haben vielleicht zufällig SCHIFFNER vorgelegen. Die Pflanzen einer Lokalität, Monte Morrone (Abruzzen), erregten jedoch ganz besonders meine Aufmerksamkeit sowohl in Bezug auf die Behaarung, als noch besonders wegen der eigenartigen Blattformen. Ich sah davon sehr schöne Belége in dem Herbarium in Rom und im TENORE'schen Herbar in Neapel. Die Blattzipfel sind bei diesen Pflanzen sehr viel schmäler und die Zähne des Randes viel gleichmäßiger als bei dem typischen *Helleborus Bocconi*; es stehen diese Formen dem *Helleborus multifidus* Vis. ohne Zweifel sehr nahe oder sind vielleicht sogar völlig identisch mit demselben. Da es sich um eine interessante Form handelt, kann ich deren nähere Beobachtung den die Abruzzen besuchenden Botanikern nicht genug empfehlen.

Die Größe der Wurzelblätter variiert bedeutend bei den meisten *Helleborus*-Arten und die Angabe SCHIFFNER's, dass diejenigen der sicilianischen Pflanzen »verhältnismäßig klein« seien, ist völlig unzutreffend, indem dieselben, je nach Standort und Jahreszeit, gewöhnlich einen Durchmesser von 20—30 cm und darüber erreichen. Für Herbarexemplare werden aus praktischen Gründen oft kleinere Blätter besonders ausgewählt, auch sind dieselben zur Blütezeit, wann die Pflanzen gewöhnlich gesammelt werden, noch nicht immer völlig entwickelt.

Ebenso ist »das fast stets vorhandene lang gestielte Blatt in der unteren Stengelhälfte« ein sehr unbeständiges Merkmal und für die Begrenzung einer Art ohne allen Wert, da es sich um individuelle Anpassungserscheinungen an äußere Lebensbedingungen handelt, indem die verschiedenen Stengel desselben Wurzelstockes je nach Lage und Stellung sich oft sehr verschieden verhalten. Da SCHIFFNER gerade auf dieses Merkmal großen Wert zu legen scheint, so widmete auch ich demselben noch ganz besondere

1) TENORE, Flora Napolitana, Vol. IV, p. 354.

Aufmerksamkeit. Zunächst kann man schon an dem Herbarmaterial feststellen, dass die unteren Stengelblätter um so länger gestielt sind, je tiefer sie inseriert sind; das allgemeine Verhalten derselben ließ mich vermuten, dass die verschiedene Länge der Blattstiele mit der Beleuchtung im Zusammenhang stehe. Da diese Frage nicht an Herbar-Exemplaren zu entscheiden war, so suchte ich die in der Umgebung von Palermo bekannten Standorte des *Helleborus* auf, um an Ort und Stelle die Verhältnisse näher untersuchen zu können. Sowohl auf den Kalkbergen in der Umgebung von San Martino wie auch auf denjenigen der Pizzuta bei Piano dei Greci ist der *Helleborus* an einigen Stellen reichlich vorhanden. Die zahlreich aus demselben Wurzelstock entspringenden Stengel bilden meist größere, mehr oder minder dichte Büsche, deren zahlreiche Blätter wie gewöhnlich allgemein die Neigung zeigen, ihre Blattflächen ungefähr horizontal auszubreiten. Sind die unteren Stengelblätter nun sehr tief inseriert, so würden sie, falls sie sitzend wären, im Innern der Büsche versteckt bleiben und somit zum größten Teil ihren Zweck, die Assimilation, verfehlen, während durch den längeren oder kürzeren, den jeweiligen Verhältnissen entsprechenden Blattstiel die Lamina möglichst weit hervorgeschoben und dadurch in eine viel günstigere Lage zum Lichte gebracht wird. So kommt es bisweilen sogar vor, dass in solchen Fällen die Blattstiele die Länge von 10 cm erreichen oder auch noch überschreiten, jedoch sind das Ausnahmefälle. Dementsprechend sind auch die unteren Stengelblätter der je äußersten Triebe eines Busches meistens nur kurz gestielt oder sitzend, da solche sich schon an und für sich in günstigem Verhältnis zum Lichte befinden. Die oben näher beschriebenen Erscheinungen konnte ich auch vielfach an continentalen Exemplaren aus verschiedenen Herbarien feststellen, und entspricht dieses auch vollständig den Beschreibungen von TENORE[1]) ». . . caule 1—2 pedali, uno alterove folio longe petiolato, radicalibus simili, superne subdichotomo, foliis sessilibus pedato-sectis instructo«.

Ebenso unbeständig und unhaltbar sind auch die übrigen von SCHIFFNER angegebenen Charaktere der Stengel und Blüten, und auch in dieser Hinsicht lassen sich keine wesentlichen Unterschiede feststellen. Schließlich spricht SCHIFFNER noch die Vermutung aus, dass vielleicht Übergänge zwischen den beiden Pflanzen existieren; von denselben kann unter den obwaltenden Verhältnissen natürlich keine Rede sein.

Obige Angaben werden zur Genüge klargelegt haben, dass die in Sicilien wachsende *Helleborus*-Art vollständig mit dem *Helleborus Bocconi* Ten. identisch ist, und infolge dessen SCHIFFNER's *Helleborus siculus* einfach als ein Synonym von jenem betrachtet werden muss.

* * *

1) TENORE, Flora medica universale e flora particolare della provincia di Napoli. Vol. I, p. 459. Napoli 1823.

Bei der Durchsicht zahlreicher Herbarien und dem Verfolge der einschlägigen Litteratur stieß ich auf eine Reihe von Thatsachen, welche mir von allgemeinem Interesse zu sein scheinen, da sie die zum Teil sehr abweichenden Ansichten und Auffassungen über die in Rede stehenden Pflanzen zeigen. Bereits bei Boccone[1]) finden wir die Beschreibung und Abbildung von zwei zum Formenkreise des *Helleborus viridis* gehörigen Pflanzen: die eine bezeichnet er als *Helleborus niger*, *sanguineo folio*, welche wohl dem typischen *Helleborus viridis* L. entspricht; die andere nennt er *Helleborus niger*, *foliis dissectis*, dessen Abbildung (Tafel XI) allerdings dem *Helleborus Bocconi* Ten. sehr ähnlich sieht, weshalb Tenore der in Rede stehenden Pflanze diesen Namen beilegte. Jedoch ist dabei zu bemerken, dass Boccone als Standort der zweiten Pflanze die Berge von Toscana angiebt, während die Tenore'sche Art nicht so weit nordwärts geht. A. P. De Candolle[2]) glaubte diese Pflanze mit *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit. vereinigen zu können und führte sie mit einem Fragezeichen versehen als Varietät des letzteren auf, fügte jedoch hinzu: »an species propria?« Auch Tenore hielt anfangs den in Unteritalien verbreiteten *Helleborus* für den typischen *Helleborus viridis*, erkannte jedoch später (1823), dass derselbe wesentlich von dem letzteren abwiche, und benannte ihn mit Rücksicht auf die von Boccone darüber gemachten Angaben *Helleborus Bocconi*[3]). Wenig später (1829) publicierte Visiani[4]) seinen in Dalmatien aufgefundenen *Helleborus multifidus* und hebt ausdrücklich hervor: »certe distinctus ab *Helleboro viridi*.« In dem zweiten Bande seiner Flora dalmatica (1847) bildet dann Visiani den *Helleborus multifidus* ab, und zwar als selbständige Art. Der dritte Band der oben genannten Flora (1852) enthält dann die Beschreibung desselben, und zwar wird er hier als Varietät von *Helleborus viridis* aufgeführt. Während in der ersten Veröffentlichung Visiani's keine weiteren Angaben über verwandte Arten gemacht werden, citiert er in dem letzteren Falle den *Helleborus Bocconi* Ten. als Synonym. Tenore dagegen betrachtet umgekehrt den *Helleborus multifidus* als Synonym seines *Helleborus Bocconi*, wie es sowohl aus seinen späteren Veröffentlichungen als auch aus einer von seiner Hand herrührenden Bemerkung auf dem Zettel eines Originalexemplars von Visiani, das ich im Tenore'schen Herbar in Neapel zu sehen Gelegenheit hatte, deutlich hervorgeht. Interessant sind in dieser Hinsicht auch folgende Bemerkungen von Tenore[5]): »Passando a rassegna tutte le forme di questa

---

1) Boccone, Museo di piante rare, p. 26. tav. XI. Venetia 1697.

2) de Candolle, A. P., Regni veget. syst. nat. 1818, vol. I. p. 319 und: Prodromus syst. nat. regni veget. 1824, vol. I. p. 47.

3) Tenore, M., Flora med. univ. e flora part. della provincia di Napoli (1823), Vol. I. p. 459. Abbildung in Flora napolitana, t. 150.

4) Visiani, Rob., Plantae rarioreter in Dalmatia recens detectae. Ergänzungsblätter zur Flora 1829. Bd. I. p. 13.

5) Tenore, M., Flora napolitana. Tomo IV, p. 355. Napoli 1830.

pianta crescente in Abruzzo, in Calabria o in Dalmazia, e studiandola nell'estesa coltivazione fattane nel Real' Orto Botanico, mi sono fatto certo di tutte le variazione cui va soggetta, e che ho dianzi descritte. La pianta di Dalmazia avendo le foglie più pedate che digitate sembrerebbe rientrare più tosto nella forma della pianta calabra, della quale il sig. GUSSONE ha fatto il suo *Helleborus intermedius*, ma per li denti minuti regolari e confluenti potrebbe con egual diritto ridursi alla forma della pianta abruzzese. Essa ha dippiù i nervi puberuli disotto come il sig. GUSSONE li vuole nel suddetto *Helleborus intermedius*, e che lo sono benanco nelle piante di Abruzzo e di Dalmazia. Conchiuderò perciò ripetendo che per questa estrema inconstanza, neppure ho potuto trovarvi come stabilirne altrettante varietà per le cennate tre forme.«

Im Herbar von GUSSONE in Neapel hatte ich ferner Gelegenheit, Originalexemplare seines *Helleborus intermedius* zu sehen. Einige derselben haben allerdings außergewöhnlich breite Blattzipfel, und diese scheinen gerade für dessen Abbildung[1]) verwendet worden zu sein. Aus der Bemerkung »ad sepes umbrosas in collibus maritimis, Lo Bianco (Calabria)« kann man wohl schließen, dass es sich um eine Schattenform handelt; denn andere Exemplare aus derselben Gegend hatten bedeutend schmälere Blattzipfel und unterschieden sich auch sonst fast gar nicht von dem typischen *Helleborus Bocconi*. Derartige breitzipflige Blätter beobachtete ich mehrfach an schattigen Stellen, sowohl in den Bergen von San Martino bei Palermo als auch an den seit mehreren Jahren in dem hiesigen botanischen Garten befindlichen Exemplaren; auch in verschiedenen Herbarien traf ich derartige Blattformen mehrfach an. Die oben erwähnte Thatsache, dass GUSSONE schon bei so geringfügigen Unterschieden eine neue Art aufstellte, scheint mir um so mehr für die völlige Identität der sicilianischen Pflanze mit *Helleborus Bocconi* zu sprechen; denn GUSSONE hat jene, welche von UCRIA und PRESL als *Helleborus viridis* aufgeführt war, während seiner zehnjährigen Streifzüge in Sicilien (1817—1827) wohl ebenso gründlich kennen gelernt, wie er als Neapolitaner und Schüler TENORE's die continentale Art kannte; und dem so kritischen und erfahrenen Auge GUSSONE's wären wohl Unterschiede, wie sie SCHIFFNER angiebt, nicht entgangen, falls sie existierten.

Eine andere Frage ist nun, ob man alle die oben erwähnten *Helleborus*-Formen als eigene Arten auffassen kann, wie es seiner Zeit geschehen ist, und in welchem verwandtschaftlichen Verhältnisse sie zu einander stehen. Dieselben sind außer durch ihre geringen morphologischen Unterschiede besonders durch ihre geographische Verbreitung ausgezeichnet. *Helleborus multifidus* ist auf Dalmatien und die angrenzenden Länder beschränkt, *Helleborus Bocconi* ist dem südlichen Teile der italienischen Halbinsel und Sicilien eigentümlich, während *Helleborus intermedius* nur aus Calabrien

1) GUSSONE, J., Plantae rariores (1826). p. 224 und tab. 41.

bekannt ist. Letzterer ist wohl ohne Zweifel als eine nur wenig abweichende Schattenform des *Helleborus Bocconi* und folglich als ein Synonym desselben zu betrachten. *Helleborus multifidus* und *Helleborus Bocconi* dagegen sind meiner Meinung nach nicht vollständig synonym; denn charakteristische Exemplare derselben zeigen sehr deutlich einen wesentlichen Unterschied in den Blättern sowohl in Bezug auf die Form der Zipfel als auch der Zähne. Die Blattzipfel sind nämlich bei *Helleborus multifidus* schmal linear und die Zähne des Blattrandes sehr klein und regelmäßig, während bei *Helleborus Bocconi* die Zipfel stets viel breiter, meistens elliptisch, und die Blattzähne viel größer und unregelmäßiger sind. Jedoch sind diese Charaktere nicht immer so scharf ausgeprägt, und besonders die in den Abruzzen vorkommende oben erwähnte Pflanze scheint einen allmählichen Übergang zwischen den beiden Formen herzustellen, so dass ich der Meinung Tenore's vollkommen beitreten kann, der sie für Glieder eines sehr vielgestaltigen und leicht variierenden Formenkreises hält. Derartige Formen mit einem Namen zu belegen, scheint mir der größeren Genauigkeit und Bequemlichkeit wegen sehr angebracht, jedoch kann keine derselben als Art aufgefasst werden. Dass Schiffner den *Helleborus multifidus* als Art und den *Helleborus Bocconi* als Varietät desselben betrachtet, scheint mir sehr willkürlich; mit ebensoviel Recht könnte es umgekehrt der Fall sein. Und falls die für *Helleborus siculus* angegebenen Merkmale wirklich existierten, so würde derselbe immerhin dem *Helleborus Bocconi* viel näher stehen als letzterer dem *Helleborus multifidus*. Ihre sehr nahe Verwandtschaft zu *Helleborus viridis* L. ist außer allem Zweifel, und dementsprechend scheint es mir am richtigsten, die in Rede stehenden Formen als Varietäten des letzteren aufzufassen.
